Soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde bei Säugetieren

Von Hanna-Maria Zippelius

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Schneider

Eingang des Ms. 18. 4. 1971

Einleitung

Beschwichtigungsgebärden spielen im Sozialverhalten der Säugetiere eine entscheidende Rolle. Sie sind aus den verschiedenen Bereichen der sozialen Interaktion entstanden. Ihre Funktion besteht darin, einerseits durch Ausschalten der angriffsauslösenden Signale die Aggression des Artgenossen zu hemmen und andererseits durch Einschalten von ausgesprochen nichtaggressiven Signalen die distanzschaffenden Barrieren der Aggression wie die der Fluchtbereitschaft zwischen den Individuen in der Weise zu überwinden, daß der Artgenosse zu Kontaktbereitschaft umgestimmt wird. Diese Funktion ist selbst bei solitär lebenden Arten zumindest zeitweise z. B. bei der Paarung oder für die Zeit der Jungenaufzucht notwendig.

Beschwichtigungsgebärden sind in der Regel ritualisierte Bewegungsweisen. Der Vorgang der Ritualisierung impliziert jede Veränderung, die mit einer Verhaltensweise im Dienste ihrer Signalfunktion vor sich geht (Wickler 1967). Somit ist die Ausdrucksfunktion einer Verhaltensweise eine sekundäre Erscheinung.

van Hooff (1962) unterscheidet bei Beschwichtigungsgebärden zwei Kategorien: "appeasing gestures" und "reassuring gestures". Der ersten Kategorie entspricht die deutsche Definition als Befriedungs- oder Demutgebärde, durch die ein schwächeres, furchtmotiviertes Tier die Aggressivität eines stärkeren, angriffsbereiten Tieres zu hemmen versucht, indem es seine Unterlegenheit signalisiert. Bei den "reassuring gestures" (versichernden Gebärden) versucht ein überlegenes, von einem schwächeren wegen seiner potentiellen Aggressivität gefürchtetes Tier die Furcht- bzw. Fluchttendenz des schwächeren zu vermindern, indem es seine Nicht-Aggressivität signalisiert. Nach van Hooff haben die Beschwichtigungsgebärden also, je nachdem welche Tendenz im Sender überwiegt — die Flucht- oder die Angriffstendenz — die Funktion des "appeasing" oder "reassuring".

Um ein Gruppenleben zu ermöglichen, genügen nicht allein Befriedungsgesten ("appeasing gestures"), sondern es müssen Mechanismen, die im Artgenossen Bindungstendenzen aktivieren, hinzutreten. Bei den meisten Säugetieren lassen sich Verhaltensweisen der sozialen Hautpflege beobachten, die ihre Wurzel sehr wahrscheinlich in der Brutpflege haben und denen damit eine gruppenbindende, zumindest die Kontaktbereitschaft fördernde Wirkung zukommt. Bei fast allen Säugetieren müssen die noch hilflosen Säuglinge durch die Mutter kurz nach der Geburt von den Embryonalhüllen befreit, gesäubert und trocken geleckt und während der ganzen Jugendentwicklung von der Mutter weiterhin gesäubert werden.

Wenn — wie wir annehmen — die sozialen Hautpflegehandlungen der erwachsenen Tiere ihren Ursprung in dieser Mutter-Kind-Beziehung haben, so ist darin impliziert, daß diese Handlungen auf den Empfänger beruhigend wirken und von ihm als freundliche Geste verstanden werden und sie somit sowohl der Aggressionshemmung wie der Förderung der Kontaktbereitschaft dienen.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 284—291
© 1971 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

Beobachtungen zur sozialen Hautpflege bei Primaten, Carnivoren und Ungulaten

Bei den Primaten ist gegenseitige Hautpflege im sozialen Bereich vielfach beobachtet worden. Nach CARPENTER (1942) ist die soziale Hautpflege bei Rhesusaffen ein charakteristisches Verhaltensmuster des brünstigen Weibchens, das dem Männchen vor allem unmittelbar vor und nach der Kopulation das Fell putzt. Auf diese Weise wird das Band zwischen Männchen und Weibchen gefestigt und andererseits das Weibchen vor Aggressionen des Männchens geschützt. Die Männchen greifen nämlich sexuell aktiv werdende Weibchen häufig an, und so hat hier die soziale Hautpflege neben der die Partner aneinander bindende Funktion auch die, Angriffe des Männchens zu unterdrücken.

Auch im außersexuellen Bereich kann bei Primaten soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde dienen. So kann ein angegriffenes Individuum durch soziale Hautpflege den Artgenossen beschwichtigen. SPARKS (1967) beobachtete z. B. wie ein Celebes-Weibchen *(Cynopithecus niger)* versuchte, in Spielsituationen seinen Spielgefährten durch Hautpflege immer dann zu beschwichtigen, wenn dieser zu aggressiv wurde. Hier hat die Beschwichtigungsgebärde die Funktion des "appeasing".

In Sozialverbänden mit strengen Rangordnungsverhältnissen wird die soziale Hautpflege häufig durch eine Aufforderungsstellung des ranghohen Mitgliedes Unterlegenen gegenüber eingeleitet. Bei Altweltaffen erfolgt die soziale Hautpflege in der Mehrzahl der Fälle gegen das Dominanzgefälle in der Sozialhierarchie. Dabei hat die Aufforderungsstellung des Ranghohen den Charakter der Unterwerfung, da das Tier dabei wegsieht oder z. B. sich auf die Seite rollt — Stellungen, die sonst charakteristisch sind für im Rang tiefer stehende Tiere. Dieses Einnehmen einer Unterlegenheitsstellung durch Ranghohe ist als eine "reassuring gesture", als versichernde Gebärde gegenüber unterlegenen Tieren anzusehen. Nach ALTMANN (zit. bei SPARKS 1967) dient das Einnehmen der submissen Aufforderungsstellung durch ein ranghohes Tier dazu, die untergeordneten Individuen zum Kontakt zu ermutigen. Hierzu ist die soziale Hautpflege deshalb besonders geeignet, weil sie unvereinbar ist mit Aggression und Flucht. Der Akteur, d. h. derjenige, der den anderen putzt, braucht in diesem Falle nicht die Aggressivität des Überlegenen zu fürchten. Auf diese Weise kann im Sozialverhalten die Kluft zwischen ranghohen und rangniederen Tieren überbrückt werden.

Umgekehrt kann aber auch ein Ranghoher an Rangniederen soziale Hautpflege vollziehen. CRAWFORD (1942) berichtet ein Beispiel von Schimpansen. Ein dominantes Weibchen lief in aggressiver Weise auf ein rangniederes Weibchen zu, ohne es aber zu berühren. Das letztere schrie gellend auf und sprang in die Luft, woraufhin das ranghohe Weibchen das rangniedere durch soziale Hautpflege beruhigte. Es handelt sich auch hier wieder um eine versichernde ("reassuring") Gebärde.

Bei den Caniden spielt die soziale Hautpflege im Funktionskreis der Paarbildung und bei der Kontaktnahme mit dem Sozialpartner eine Rolle. Lecken gegen das Gesicht des Artgenossen kommt nach der Beschreibung SCHENKELS (1947) beim Wolf in der aktiven Unterwerfung dem Artgenossen gegenüber und im Paarungsvorspiel vor. SCHENKEL interpretiert dieses Verhalten als Ausdruck der Ergebenheit und der freundschaftlichen Stimmung und betrachtet es als „umgestaltete Saugbewegung". Ein sich unterwerfender Hund begrüßt auf ähnliche Weise den Menschen, wobei die Hand des Menschen oft das Gesicht als Empfänger der sozialen Hautpflege vertritt.

Beim solitär lebenden Fuchs wurde soziale Hautpflege lediglich in der Ranzzeit zwischen Männchen und Weibchen beobachtet. Hier beknabbern Rüde und Fähe sich häufig in der Kopf-Hals-Region. Oft lädt auch der Rüde die Fähe zur Hautpflege ein, indem er sich quer vor sie setzt oder ihr den Rücken zuwendet. „Hierdurch wird das aggressive Verhalten der Fähe gehemmt. Sie kann nur mit Beknabbern des Rüden reagieren" (TEMBROCK 1957, S. 331).

Bei den solitär lebenden Feliden gibt es zwischen den Erwachsenen kaum eine Kontaktaufnahme, daher treten bei ihnen Verhaltensweisen der sozialen Körperpflege nur während der Paarungszeit und unter miteinander heranwachsenden Geschwistern auf. Die „soziale Fellpflege besteht im gegenseitigen Belecken des Gesichts, der Ohrmuscheln von innen und außen, des Nackens und im Beknabbern der beiden letztgenannten Partien. Andere Körperteile werden dabei kaum beteiligt" (Leyhausen 1956, S. 25).

Wird im Spiel von Jungkatzen ein Partner zu grob gebissen, so gibt dieser einen Schmerzensschrei von sich, worauf der andere häufig zur sozialen Fellpflege übergeht (Leyhausen 1956). Hier scheint die soziale Fellpflege dazu zu dienen, die Abwehrbewegungen des gebissenen Tieres zu unterdrücken und die Furcht des betroffenen Tieres abzubauen.

Bei den Viverriden ist soziale Hautpflege vom Erdmännchen (*Suricata* spec.) und Genetten bekannt. Hier beobachtet man gegenseitiges Beknabbern und Belecken, das nicht auf den Funktionskreis der Paarung beschränkt bleibt (Dücker 1965).

Bei miteinander bekannten Dachsen kommt gegenseitiges Belecken im Begrüßungszeremoniell vor (Goethe 1964).

Unter den Equiden ist soziale Hautpflege ein charakteristisches Verhaltenselement als Ausdruck freundschaftlicher Beziehungen. Im Sozialverband freilebender Steppenzebras wurde diese Tätigkeit häufig beobachtet, an der immer beide Partner beteiligt sind. Beim Putzen stehen sich zwei Tiere gegenüber und beknabbern einander Hals und Rücken. Bei beiden Partnern muß die Bereitschaft dazu vorhanden sein. „Die häufigsten Sozialkontakte (soziale Hautpflege) haben Stuten mit ihren jüngsten Fohlen, dann mit älteren Fohlen, dann Fohlen untereinander, dann Hengst mit Stuten und Hengst mit Fohlen" (Klingel 1967, S. 597). Der Hengst bevorzugt bei der sozialen Hautpflege oft bestimmte Stuten, was dafür spricht, daß dieses Verhalten hier die Funktion hat, eine individuelle Bindung zwischen Sozialpartnern herzustellen und zu festigen.

Pferde beknabbern sich in derselben Weise wie die Steppenzebras (Eibl-Eibesfeldt 1957). Bei Einhufern kann die soziale Hautpflege auch eine aggressive Stimmung unterdrücken. So beruhigte Antonius (1947) seinen aggressiven Onagerhengst, indem er ihn an der Kruppe kraulte. Dieses Kraulen bewirkte schlagartig einen Stimmungsumschwung im Hengst von der Aggression zur Bereitschaft zur Kontaktaufnahme.

Auch im Sozialverband von Rindern (beobachtet an Camargue-Rindern) dient soziale Hautpflege dazu, Kontakte zwischen den Verbandsmitgliedern herzustellen. Wichtigstes Berührungsfeld beim gegenseitigen Belecken ist die Kopf-Hals-Schulter-Region. Im Funktionskreis der Paarung werden häufig Rücken und Analpartie beleckt (Schloeth 1961). Im Gegensatz zu den Primaten ist bei den Boviden das gegenseitige Belecken zwischen rangniederen und ranghohen Tieren nicht üblich.

Unter den Tragelaphinen neigen Großer und Kleiner Kudu, Sitatunga und Nyala sehr zum gegenseitigen Belecken (Walter 1964). Soziale Hautpflege kommt sowohl zwischen Sozial- und Geschlechtspartnern, als auch zwischen Kampfpartnern vor. Letztere können sich nach einem Kampf von geringerer bis mittlerer Intensität durch gegenseitiges Belecken beschwichtigen. Auch als Einleitung oder als Intermezzo im Paarungsvorspiel hat es beschwichtigende Funktion.

Eigene Untersuchungen an Nagetieren, spez. Muridae

Auch bei Nagetieren kommt der sozialen Hautpflege im Gruppenleben mehrfache Bedeutung zu. Eigene Beobachtungen hierzu machte ich vor allem an Muriden (Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis,* Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* und Hausmaus, *Mus musculus).* Ich will der Beschreibung die Beobachtungen an der Gelbhalsmaus als für die echten Mäuse typisch zugrundelegen.

Unter Gefangenschaftsbedingungen ist die Gelbhalsmaus ein ausgesprochenes Kontakttier, d. h. die in einem Käfig zusammengehaltenen Tiere bewohnen stets ein gemeinsames Nest, auch wenn die Größe des Käfigs die Anlage mehrerer Nester in entsprechendem Abstand ermöglicht. Eine solche Gruppe von Gelbhalsmäusen kann aus Wildfängen bestehen, die gleichzeitig in den Käfig gesetzt werden oder aus einer Familie, d. h. aus Eltern, Kindern und deren Nachkommen. In solchen Gruppen geht es friedlich zu mit Ausnahme der Fortpflanzungszeit, in der sich erwachsene Männchen bekämpfen, so daß in der Regel nur ein ausgewachsenes Männchen mit mehreren Weibchen und Jungtieren in einer solchen Gemeinschaft zusammenlebt.

Die Mitglieder einer solchen Gruppe scheinen sich — wie es von Hausmäusen und Wanderratten bekannt ist — an einem der Gruppe eigenen Geruch zu erkennen, denn fremde, der Gruppe bisher nicht angehörende Tiere werden nach kurzer Geruchsprobe angegriffen und verfolgt.

Ein sehr wesentliches Regulativ für das friedliche Zusammenleben in einer solchen Tierfamilie oder Tiergruppe bildet die soziale Hautpflege. So nahm in einer Gruppe von vier halbwüchsigen, dreißig Tagen alten Weibchen (Geschwister), die in einem Nest zusammenlebten, das gegenseitige Putzen einen wesentlichen Teil der abendlichen Aktivität ein. Eines der Tiere putzt das andere am Kopf, im Nacken, vor den Augen und an der Kehle, oft putzen zwei Tiere gleichzeitig ein Geschwister. Vielfach fordern sich die Tiere zum gegenseitigen Putzen auf. Dazu setzt sich eines vor das andere, wendet den Kopf seitwärts und bietet dem Geschwister bei geschlossenen Augen die Halsregion dar, worauf dieses sofort mit dem Putzen beginnt. Als Putzaufforderung gilt auch, wenn eines der Geschwister sich von vorn unter das andere schiebt, das daraufhin Nacken und Rücken zu putzen beginnt, oder wenn sich eines auf den Rücken legt, um sich zwischen den Vorderbeinen putzen zu lassen.

Nach spielerischen Kämpfen der Geschwister untereinander putzt stets anschließend das eine das andere oder auch beide sich gegenseitig.

Die beschwichtigende Funktion der sozialen Hautpflege wird besonders deutlich, wenn eines der jungen Weibchen zu einem adulten Weibchen in dessen Käfig und damit in ein fremdes Revier eingesetzt wird. Das junge Weibchen wird nach kurzem Beriechen sofort vom adulten Weibchen angegriffen und verfolgt. In der Regel versucht das junge, unterlegene Tier von einem Versteck aus, sich dem adulten Weibchen vorsichtig zu nähern, um es an Kopf oder Hals zu putzen. Gelingt dies, so ist das Jungtier im Augenblick vor Angriffen geschützt. Doch sind diese ersten Kontaktnahmen nie von langer Dauer. Unterbricht die junge Maus das Putzen, so erwacht im überlegenen Tier sehr rasch wieder die Aggression, und es kommt erneut zu Angriff und Verfolgung. Immer wenn das junge Weibchen in den darauf folgenden Stunden dem adulten Tier begegnet, beginnt es sofort das ältere Tier zu putzen, aber niemals war das Umgekehrte zu beobachten, daß das alte, im Revier vertraute Tier den Eindringling putzt. Auch ließ sich das alte Weibchen nur außerhalb des Nestes putzen, niemals im eigentlichen Nest, und so war dem Jungtier der Zugang zum Nest verwehrt. In dieser Situation ist es stets Aufgabe des unterlegenen Tieres durch Hautpflege das überlegene zu beschwichtigen.

Wurde das junge Weibchen in seine Geschwistergruppe zurückgesetzt, so wurde es zunächst intensiv berochen, um dann von allen Geschwistern ausdauernd geputzt zu werden, was sicher als Ausdruck des sozialen Kontaktbedürfnisses zu deuten ist gegenüber dem — wenn auch nur für kurze Zeit — abwesenden Geschwister. Je länger die Trennung eines Gruppenmitgliedes von der Gruppe war, um so intensiver und ausdauernder wird es von den übrigen bei der Rückkehr in die Gruppe geputzt.

Werden zwei junge Gelbhalsmäuse (Geschwister) in das Revier eines erwachsenen Weibchens gesetzt, so versuchen sie nicht nur beide das Weibchen durch Putzen zu beschwichtigen, sondern zeigen auch untereinander ganz intensiv die soziale Hautpflege,

so als müßten sie sich in der fremden, sie verunsichernden Umgebung ihre gegenseitige Kontaktbereitschaft ständig bestätigen und beim bekannten Artgenossen Schutz suchen, vergleichbar der Umklammerung junger Affen, die in Situationen, in denen sie sich fürchten, Schutz beim Artgenossen durch gegenseitiges Aneinanderklammern suchen. Ganz allgemein kann man sagen, daß in fremder Umgebung einander bekannte Tiere stets intensives gegenseitiges Putzen zeigen.

Ein Männchen, das in das Revier eines Weibchens eindringt, fordert das Weibchen zur sozialen Hautpflege auf und beschwichtigt auf diese Weise das Weibchen, das gegenüber dem Reviereindringling zunächst aggressiv, d. h. mit Drohstellung und abwehrendem Schlagen mit den Vorderpfoten reagiert. Bei einer solchen Putzaufforderung schiebt sich das Männchen langsam an das Weibchen heran, hält den Kopf zur Seite und nach unten. Wenn das Weibchen mit der Hautpflege beginnt, ist das Männchen vor weiteren Angriffen und vor Verfolgungen durch das Weibchen geschützt. Das Männchen zeigt durch die Putzaufforderung seine Kontaktbereitschaft, während das Weibchen durch die soziale Hautpflege sowohl seine Kontaktbereitschaft wie auch seine Nicht-Aggressivität signalisiert.

Wenn umgekehrt ein adultes Weibchen zu einem erwachsenen Männchen in den Käfig gesetzt wird, so ist das Weibchen im fremden Gebiet unsicher, fluchtbereit und defensiv aggressiv, d. h. es wehrt zunächst jede Annäherung des Männchens ab und flüchtet vor ihm, bis es dem Männchen gelingt, an das Weibchen heranzukommen und mit der sozialen Hautpflege zu beginnen. Von nun an wird die Abwehr des Weibchens deutlich schwächer, und es ist zur Kontaktaufnahme bereit, was in der gegenseitigen Hautpflege zum Ausdruck kommt. Das Männchen zeigt durch sein Bestreben, das abwehrende und flüchtende Weibchen zu putzen, nicht nur seine Kontaktbereitschaft, sondern signalisiert auch sein nicht-aggressives Verhalten ("reassuring gesture") und kann auf diese Weise die Fluchtbereitschaft des Weibchens hemmen.

Etwas Vergleichbares vollzieht sich, wenn ein adultes Männchen zu einem juvenilen Weibchen in den Käfig gesetzt wird. Das Weibchen flüchtet vor dem überlegenen Eindringling und wehrt jede Annäherung ab. Erst wenn es dem Männchen gelingt, das Weibchen zu putzen, wird die Fluchtbereitschaft des Weibchens schwächer, und seine Kontaktbereitschaft nimmt in gleichem Maße zu. Auch in dieser Situation ist das Verhalten des Männchens als „reassuring gestures" gegenüber dem Jungtier zu deuten.

Die soziale Hautpflege zwischen Männchen und Weibchen gehört nicht zum Paarungsvorspiel, sie wird auch außerhalb der Fortpflanzungszeit gezeigt und dient in erster Linie der Unterdrückung sowohl der Aggressions- wie auch der Fluchtbereitschaft bei der Annäherung zweier einander nicht bekannter Tiere, wobei das Putzen in der Regel als versichernde Gebärde vom überlegenen Tier ausgeht.

Wird einer Weibchengruppe ein juveniles Weibchen beigegeben, so ist dieses äußerst fluchtgestimmt und springt bei jeder Annäherung eines Tieres fort oder wehrt eine Annäherung ab. Sowie es aber einem der Gruppenmitglieder gelingt, den Fremdling eingehend zu beriechen, um ihn dann auch gleich am Kopf oder im Nacken zu putzen, wird seine Abwehr deutlich schwächer, und nach kurzer Zeit läßt er sich bei gesenktem und seitwärts gehaltenem Kopf ausgiebig von den Gruppenmitgliedern putzen. Damit ist seine Aufnahme in die Nestgemeinschaft gesichert. Ebenso verhält sich eine solche Weibchengruppe gegenüber einem jungen Männchen. Auch das wird von allen Gruppenmitgliedern immer und immer wieder geputzt und auf diese Weise in die Gruppe integriert.

Wird dagegen ein adultes Männchen einer Weibchengruppe beigegeben und zeigt dieses Männchen keinerlei Kontaktbereitschaft, was sich darin äußert, daß es sich von keinem der Gruppenmitglieder ausdauernd beschnuppern läßt, so wird es sofort von mehreren Tieren verfolgt und zwar so lange, bis es einen Unterschlupf gefunden hat. Aber auch in den folgenden Stunden und Tagen wird es, sowie es sein Versteck verläßt,

gejagt. Die Weibchen rennen hinter ihm her, versuchen es in den Schwanz oder in den Rücken zu beißen. Die Weibchen geraten dabei in eine solche Kampfstimmung, daß sie auch untereinander höchst unverträglich werden und sich kampfbereit voreinander aufrichten. Erst nach einer gegenseitigen Geruchsprobe lassen sie voneinander ab. Diese Vorgänge wiederholen sich immer wieder, und man muß das adulte Männchen aus dem Käfig herausnehmen, damit es nicht auf diese Weise zu Tode gejagt wird. Da das Männchen weder eine Aufforderungsstellung zum Putzen als "reassuring gestures" einnimmt, noch die aggressiven Gruppenmitglieder durch soziale Hautpflege beschwichtigt, kommt es zu keinerlei Kontaktaufnahme der Tiere untereinander.

Ebenso ergeht es einem juvenilen Männchen, das in den Käfig eines adulten Männchens gesetzt wird. Nach kurzer Geruchsprobe wird es sofort gejagt und verfolgt. Das adulte Männchen greift das flüchtende Männchen stets von hinten an und versucht, es in Schwanz und Rücken zu beißen. Das alte Männchen sucht regelrecht nach dem Eindringling, es läuft witternd im Käfig umher und nimmt sofort die Verfolgung auf, wenn es das junge Männchen ausgemacht hat. Es kommt auch nach tagelangem Zusammensein zu keiner sozialen Hautpflege der Männchen untereinander und damit auch zu keinem sozialen Kontakt. Unter natürlichen Lebensbedingungen wird ein junges Männchen auch sogleich das Revier eines fremden adulten Männchens wieder verlassen. Ebenso wird aber auch ein adultes Männchen von dem Revierbesitzer gejagt und verfolgt, beide Tiere zeigen keinerlei beschwichtigendes Verhalten voreinander.

Bei der Gelbhalsmaus nimmt die soziale Hautpflege der Familien- und Gruppenmitglieder untereinander einen großen Teil der abendlichen Aktivität ein, es kommt ihr in diesem Zusammenhang wohl vor allem die Bedeutung der sozialen Bindung zu.

Die aggressionshemmende Wirkung wird immer dann deutlich, wenn ein unterlegenes Tier auf ein überlegenes Tier trifft und dieses durch Hautpflege zu beschwichtigen sucht ("appeasing"). Als "reassuring gesture", als versichernde Gebärde wird sie beobachtet, wenn ein überlegenes Tier z. B. ein erwachsenes Männchen gegenüber einem jungen Weibchen oder gegenüber einem revierfremden Weibchen seine Kontaktbereitschaft anzeigt und so die Fluchtbereitschaft im unterlegenen Tier hemmt.

Diese hier für die Gelbhalsmaus mitgeteilten Beobachtungen gelten in gleicher Weise für die Waldmaus und die Hausmaus. Wie wir aus den Arbeiten von Eibl-Eibesfeldt (1950, 1967) wissen, dient die soziale Hautpflege in den Sippenverbänden von Hausmäusen, sowie bei Haus- und Wanderratte vor allem der sozialen Kohäsion der Sippenmitglieder untereinander und der gegenseitigen Beschwichtigung. Sie kann in bestimmten Situationen auch eine "reassuring funktion" erhalten und dem Abbau von Furcht im Artgenossen dienen. So beschwichtigt eine Wanderratte, die einen Spielgefährten zu derb gebissen hat, diesen auf sein Fiepen hin durch soziale Hautpflege (Eibl-Eibesfeldt 1967).

Soziale Hautpflege bei solitär lebenden Nagetieren

Auch bei solitär lebenden Nagetieren, so z. B. bei Eichhörnchen und Hamster spielt die soziale Hautpflege hier vor allem im Paarungszeremoniell eine Rolle. Beim Eichhörnchen überwindet das Männchen nach der Werbung, bei der es das Weibchen mittels eines infantilen Stimmfühlungslautes heranlockt, die Kontaktscheu des Weibchens durch ausdauernde soziale Hautpflege (Eibl-Eibesfeldt 1957). Ebenso ist es beim Hamster. Männchen und Weibchen leben als Einzelgänger und kommen nur zur Paarung zusammen, dabei muß das Männchen, das in das Revier des Weibchens eindringt sowohl die Aggression des revierverteidigenden Weibchens wie auch seine Kontaktscheu überwinden. Das Männchen versucht zunächst, das Weibchen mit infantilen Lauten zu beschwichtigen, um dann bei weiterer Annäherung durch intensive Hautpflege die Aggression des Weibchens zu unterdrücken und es zur Kontaktaufnahme umzustimmen.

Zusammenfassend läßt sich über die bisher in dieser Hinsicht beobachteten Nagetiere sagen, daß bei ihnen die Geste der sozialen Hautpflege die nichtfeindliche Annäherung zwischen den Individuen erleichtert. Sie kann dabei befriedende oder versichernde Wirkung haben, je nachdem, ob die Gebärde vom unterlegenen oder überlegenen Tier ausgeführt wird.

Ein unterlegenes Tier kann also mit Hilfe dieser Gebärde den Aggressionstrieb im Artgenossen befrieden. Umgekehrt kann ein überlegenes Tier bei Annäherung einem Schwächeren gegenüber mit dieser Gebärde versichern, daß es nicht angreift, wodurch der Fluchttrieb im Empfänger reduziert wird.

Da die soziale Hautpflege sozial positiv ist, d. h. anziehende Eigenschaften hat, hat sie neben der Funktion der Aggressionshemmung, vor allem auch die, eine Gruppe zusammenzuhalten. Da sie in erster Linie Unterlegene schützt, ermöglicht sie ein sozial entspanntes Beisammensein von Gruppenmitgliedern, die einander unter- oder überlegen sind, ohne daß — wie bei den meisten Nagetieren — eine feste Rangordnung ausgebildet sein muß.

Zusammenfassung

1. Der sozialen Hautpflege kommt im Gruppenleben vieler Säugetiere mehrfache Bedeutung zu. Sie kann als Befriedungsgebärde (appeasing gesture) vom unterlegenen Tier gegenüber dem überlegenen gezeigt werden, oder als versichernde Gebärde (reassuring gesture) vom überlegenen Tier, das auf diese Weise die Fluchttendenz oder Kontaktscheu im unterlegenen Tier zu unterdrücken sucht. Zusätzlich kommt der sozialen Hautpflege eine gruppenbindende Funktion zu bei allen Tieren, die in Familien- oder Gruppenverbänden zumindest zeitweilig oder dauernd zusammenleben.
2. Im Sozialleben der Primaten ist die gegenseitige Fellpflege sowohl als beschwichtigende, wie als versichernde Gebärde und auch als gruppenbindendes Element beobachtet worden.
3. Bei den Caniden dient die soziale Hautpflege vor allem der gegenseitigen Beschwichtigung, aber auch der Partnerbindung.
4. Bei den Equiden und Boviden steht sie im Dienste der gegenseitigen Kontaktaufnahme, bei den Tragelaphinen kommt ihr im Funktionskreis des Kampfes und der Paarung zusätzlich die Aufgabe der gegenseitigen Beschwichtigung zu.
5. Bei den in Sippenverbänden lebenden Nagetieren wie Wald-, Gelbhalsmaus und Hausmaus ist die soziale Hautpflege je nach vorgegebener Situation als beschwichtigende oder als versichernde Gebärde zu beobachten. Weiterhin dient sie dem Zusammenhalt der Gruppenmitglieder untereinander. Bei solitär lebenden Arten wie z. B. Eichhörnchen und Hamster ist die gegenseitige Fellpflege vor allem im Paarungsvorspiel von Bedeutung, um die gegenseitige Kontaktscheu und Aggression zu unterdrücken.

Summary

Social grooming as an appeasing gesture in mammals

1. The social grooming may have multiple significance in the social life of many mammals. It may be an appeasing gesture of the inferior animal towards the superior, or it may be shown by the superior animal as a reassuring gesture to depress the flight tendency or contact shyness of the inferior. In addition, the social grooming has a group tying function in all animals which are living, at least temporary, in family groups or bigger associations.
2. In the social life of primates, social grooming has been observed as appeasing and as reassuring gesture, as well as a group tying element.
3. In the canines, the social grooming serves mainly to appease the partner, but on the other hand in couple formation.
4. In equines and bovines it is used for making contact; in tragelaphines in addition as appeasing gesture in the fighting and mating complex.
5. In rodents which live in family groups, as *Apodemus sylvaticus, A. flavicollis* and *Mus musculus* social grooming is observed, depending on the situation, as appeasing or reassuring gesture. Furthermore it serves the holding together of the members of the group. In solitary species, as squirrels and hamsters, social grooming is of significance during the sexual introductory play to depress aggression and contact shyness.

Literatur

Antonius, O. (1947): Beobachtungen an einem Onagerhengst. Umwelt **1**, 299—300.
Carpenter, C. R. (1942): Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys. Journal of comp. psych. **33**, 113—162.
Crawford, M. P. (1942): Dominance and social behavior for chimpanzees in an non- competitive situation. Journal of comp. psych. **33**, 267—277.
Dücker, G. (1965): Das Verhalten der Schleichkatzen (Viverridae). Kükenthal: Handb. d. Zool. **8**, (10), 20 a, 1—48.
Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Beiträge zur Biologie der Haus- und Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. Tierpsych. **7**, 558—587.
— (1957): Die Ausdrucksformen der Säugetiere. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8**, (6), 1—26.
— (1958): Das Verhalten der Nagetiere. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10), 1—88.
— (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper-München.
Ewer, R. F. (1963): The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta*. Z. Tierpsych. **20**, 570—607.
Goethe, F. (1964): Das Verhalten der Musteliden. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10) 19, 1—80.
Hooff, J. van (1962): Facial expressions in higher primates. Symp. Zool. Soc. London, **8**, 97—125.
Klingel, H. (1967): Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. Z. Tierpsych. **24**, 580—624.
Leyhausen, P. (1956): Das Verhalten der Katzen (Felidae). Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10) 21, 1—34.
Schenkel, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour **1**, 81—129.
Schloeth, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsych. **18**, 574—627.
Sparks, J. (1967): Allogrooming in primates: a review. D. Morris (Ed.): Primate ethologie, 148—175.
Tembrock, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses *(Vulpes vulpes)* unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. Zool. Garten **23**, 291—532.
Tinbergen, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden". Z. Tierpsych. **16**, 651—665.
Walther, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverh. Z. Tierpsych. **21**, 393—467.
Wickler, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Ed.): Die Evolution der Organismen, I, 420—508, 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Hanna-Maria Zippelius, 5351 Kommern, Zingsheimer Tal

Zur Kenntnis des Gehirns der Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) — ein Vergleich der Neocortex-Oberflächengröße

Von Henriette Oboussier und Gert Möller

Eingang des Ms. 10. 6. 1971

Einleitung

Untersuchungen über Form, Größe und Furchenbild des Gehirns der Giraffidae liegen von Le Gros Clark (1939), Friant (1943, 1952) und Amat-Munoz (1952) vor, während Portmann und Wirz (1950) sowie Mangold-Wirz (1966) die Evolutionsstufe auf Grund der Cerebralisation prüften. Eine Bestimmung der Neocortexoberflächengröße wurde für die Giraffidae bisher nicht durchgeführt. Da diese möglicherweise eine genauere Beurteilung der Unterschiede der phylogenetischen Stellung der beiden Gattungen *Giraffa* und *Okapia* erlauben könnte, wurden diese Größenbestimmungen durchgeführt.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 291—296
© 1971 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin